云 南 植 物 研 究 2001, 23 (1): 17~28
Acta Botanica Yunnanica

豆科黄华族植物地理学的初步研究*

王恒昌，孙 航**
(中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204)

摘要：在系统演化和地理分布及古植物学资料的基础上，利用形态－地理学的原理和方法，对豆科 Papilionaceae 黄华族 Tribe Thermopsideae 进行了植物地理学的初步研究。结果表明，(1) 黄华族可能是古地中海起源的，它的起源地在古北大陆的南岸，大约相当于现在的中纬度地区；(2) 起源时间可能早于早第三纪，大约处在白垩纪末和始新世之间。当时有一个所谓的"北热带植物群" Boreotropical Flora 发生；(3) 本族 6 个属基本上构成一个比较自然的单元。它们是由原始槐族类祖先演化而来的；(4) 木本类是本族原始的、早出的类群，它们基本上处于孑遗状态；草本类是本族进化的、晚出的类群，它们种类多，分布区有扩大的趋势；(5) *Thermopsis* 间断分布于亚洲（包括中亚和东亚）、北美（包括北美东部和北美西部）。东亚太平洋沿岸和北美大西洋沿岸最有可能是它的原始保存地，而不是起源地。它们主要是通过古地中海海道而发生联系的。造成原始类群星散分布的格局不是由一次，而是多次地史和气候变化的结果；(6) 晚第三纪亚洲腹地造山运动引起的喜马拉雅的隆起和青藏高原的抬升，以及北美落基山山体抬升引起的水温条件的急剧变化是某些类群（包括 *Piptanthus* 和 *Thermopsis*）物种局部分化的主要动力。

关键词：黄华族；植物地理学；古地中海起源
中图分类号：Q 948 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－2700(2001)01－0017－12

A Preliminary Study on Phytogeography of the Tribe Thermopsideae (Papilionaceae)

WANG Heng－Chang, SUN Hang
(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China)

Abstract: Based on the phylogeny and modern distribution of Thermopsideae (Papilionaceae), and available fossil records of the tribe, a preliminary phytogeographic study has bean carried out through the theory and method of morphology－geography. The study shows that (1) The tribe very probably had a Tertiary Tethyan origin, its birthplace was near the southern Laurasia and had a mid－latitude source; (2) It probably rised before the Paleogene but after the late Cretaceous when there was a so－called boreotropical flora occuring in the N. Hemisphere; (3) The tribe is basically a natural one; (4) Its woody taxa were primitive groups which probably originated from woody *Sophora*－like ancestors while the herbaceous were the ad-

* 基金项目：国家自然科学基金重点资助项目（39770065）和中国科学院特别支持费（STZ－1－04）及云南省应用基础研究基金（99C0073M）
** 通讯联系人
收稿日期：2000－01－10，2000－04－21 接受发表

vanced derived from it later; (5) Both Asia and N. America are probably the modern refugia rather than the original regions of *Thermopsis* which has an Asia – N. America disjunction pattern. The interchange between N. America and Asia in the genus probably occurred along the ancestral path of the Tethys. This disjunction pattern may not be simple, it may involv multiple historical events in different geographical times; (6) With the uplift of Himalayas and Qinghai – Xizang plateau caused by the late Tertiary orogeny in Asia and the uplift of Rocky Mts. in western N. America, the humidity and temperature conditions among these regions changed profoundly, and they became the principal impetus of specialization process, especially. in *Piptanthus* and *Thermopsis*.

Key words: Thermopsideae; Phytogeography; Tethys origin

1 黄华族的系统演化

豆科 Papilionaceae 黄华族 Thermopsideae Yalovl. 分布北半球温带（Yakovlev 等，1972）。其中亚洲和北美各产 3 属（含 1 共有属 *Thermopsis*），地中海区 1 属。研究表明（Turner，1981; Polhill，1981；Yuan 等，1990，1991，1992；Chen 等，1994；Kass and Wink，1995），中国 – 喜马拉雅特有黄花木属 *Piptanthus* 与非洲 – 地中海区特有 *Anagyris* 属近缘，显示出古地中海区域内间断分布的格局；亚洲 – 北美间断分布的黄华属 *Thermopsis* 和特产于北美阿巴拉契亚东南大西洋沿岸的 *Batisia* 属近缘；亚洲中部特有成分沙冬青属 *Ammopiptanthus* 为一较原始和孤立的属。*Pickeringia* 属局限于北美落基山地区的干旱灌木群落，虽系统位置一直较难确定，但总的特征与 Thermopsideae 其它成分相近，因此被置于本族下。

Thermopsideae 是 Papilionaceae 中较原始的一个族，位于槐族 Tribe. Sophoreae Spreng. 和染料木族 Tribe. Genisteae (Adans.) Benth 之间，其主要特征为雄蕊 10 枚，离生或仅基部稍连合，复叶 3 小叶，偶有单叶，花序总状，染色体基数为 9（*Pickeringia*，7），含羽扇豆碱（*Pickeringia* 除外）。尽管对 *Pickeringia* 是否归入本族存有异议，但一般认为本族含 6 属。目前族的系统演化停留在形态、孢粉及细胞水平上，涉及分子水平的仍不多见，也不全面。袁永明（1990）等较为系统地对该族的族内进化重新作了一个评价，但是从他的系统图看明显有 2～3 进化主干，是 2～3 元起始于具羽扇豆碱（x = 9）的原始槐族祖先类群。这样一来该族不是单元的，不是一个自然的类群，二来与我们设想该族起始的祖先可能具羽扇豆碱与不具羽扇豆碱、x = 8 与 x = 9 同时存在的看法不相符。根据目前形态和地理的综合资料，我们设想该族族内进化如图 1 所示。

1.1 ***Pickeringia*** Nutt. ex Torrey & A. Gray

北美加利福尼亚地区特有。常绿灌木，仅一种（Hutch *et al*，1964）。与 Thermopsideae 其它成员不同的是，叶硬、革质化，枝顶端具刺，花红到紫红色，果近念珠状，花粉不具孔膜（Hutch，1964）。此外，化学成分中不含羽扇豆碱（Turner，1981）。其染色体 2n = 4x = 28，基数为 x = 7（Goldblatt，1981），Turner 等（1981）认为这可能是基于 x = 8 非整数倍缺失而来。原始槐族类 x = 8 类群可能很早就产生了 x = 7 类群，而一直残存至今，如 *Pickeringia*。也就是说，此孑遗类群在形态上与原始木本槐族类更靠近，是 Thermopsideae 中最原始的类群。可能是木本的原始槐族类很早就产生的一支孤立的盲支（图 1）。

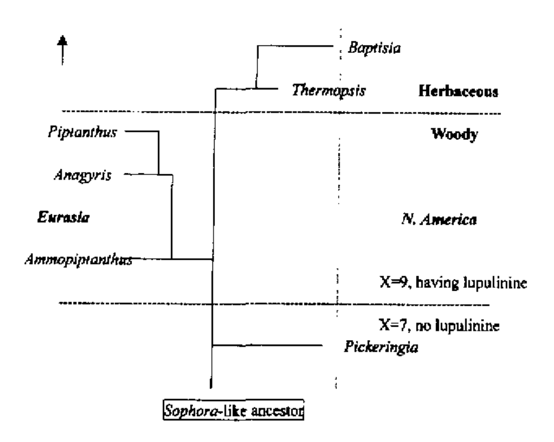


图1 豆科黄华族进化关系示意图

Fig. 1 Evolution in the Tribe Thermopsideae (Papilionaceae)

化石方面，Crepet and Herendeen（1992）通过研究，判定北美东南部田纳西州产早始新世 Buchanan 期的已绝灭的 *Barnebyanthus buchananensis* 植物属 Sophoreae 类，其花部结构与 *Pickeringia* 具诸多相似之处，如子房具多胚珠等。通过包括花形态、花粉结构和成熟果结构等特征在内的分支简约分析，发现 *Pickeringia* 与 *B. buchananensis* 在内的 Sophoraeae 复合群关系很近。这从侧面反映出 *Pickeringia* 植物可能起源较早。

1.2 **沙冬青属** ***Ammopiptanthus*** Cheng. f.

亚洲荒漠特有成分。常绿灌木，2种。形态与 *Piptanthus* 十分相象，不同处在于总状花序的花互生，苞片分离，叶有时为单叶等。花粉与 *Pickeringia* 相似，都不具孔膜。其它如叶解剖等一系列证据表明其处在本族比较原始的位置（袁永明等，1991）。本属虽具旱生外形，但根系甚不发达，生态生理实验表明其并不喜旱，这与典型的沙生植物有别。其特殊的旱生结构可能是一般古老孑遗类群在残存地区的生态特化（王荷生，1992）。

1.3 ***Anagyris*** Linn.

非洲-地中海区特有。常绿木本，2种。外形上看，*Anagyris* 和 *Piptanthus* 十分相似，另染色体、花粉和生物碱成分等区别不大，它们在整个 Thermopsideae 中据认为最近缘。两者主要区别在于，*Anagyris* 花瓣基部完全离生，果近念珠状，具隔膜，种子无种阜。它的这些特征与所谓“地中海气候”区（吴征镒和李锡文 1982）的本族另一分子 *Pickeringia* 倒是相似，特别是果实与种子的特征，是族内其它分子所不具备的。

1.4 **黄花木属** ***Piptanthus*** Sweet

中国-喜马拉雅特征成分。常绿灌木，2~3种。本属花完全轮生，苞片基部连合，托叶大而基部连合，此为明显较中亚荒漠成分 *Ammopiptanthus* 进化之处。与残存于非洲-地中海的少种属 *Anagyris* 形态相似，二者十分近缘（Turner., 1981），这无疑显示其古地中海渊源（李沛琼和倪志诚，1982）。

显然 *Ammopiptanthus*，*Anagyris*，*Piptanthus* 三者具更多的相似之处，如都为木本，花黄色，荚果扁平，细胞学特征差别不大，生物碱成分几近相同等。它们是靠得很近的类群。

这一点也与它们地理的分布比较吻合。

1.5 **黄华属** ***Thermopsis*** R. Br.

亚洲－北美间断分布，但两地无共有种。为根状茎发达的多年生草本。本属种类较多，约21种6变种，其中亚洲11种3变种，北美10种3变种（萨仁等2000），且生境变化大（Larisey，1940b；Turner，1981；韦思奇，1998）。本属在形态上出现了很多多样化特征。如植株的高大和矮化、托叶的数目和着生方式、总状花序的花互生和轮生、荚果的扁平与膨胀等等，这是适应环境的体现。袁永明等（1991，1992）认为 *Thermopsis* 是介于 *Ammopiptanthus* 和 *Piptanthus* 之间中间类群，*Ammopiptanthus* 是一支孤立和原始的盲支，并推出木本的 *Piptanthus* 是由草本的 *Thermopsis* 类演化而来，后一点有待商榷。从族的角度不难看出，本族木本之于草本是早先出现的、原始的性状，木本的几个类群种类少，几乎都呈孑遗残存的状态。木本/草本应该是衡量本族类群原始和进化、早出和晚出的关键性状。

1.6 ***Baptisia*** Vent.

北美东部大西洋沿岸特有，主要为具木质根状茎的多年生草本，约35种（Larisey，1940a）。与 *Thermopsis* 在北美阿巴拉契亚高地的类群非常相似，二者主要区别不在花部，而在荚果上。这一地的 *Thermopsis* 的荚果扁平，在豆科一般认为较原始；*Baptisia* 的荚果呈现一系列从直立、线形、膨胀到悬垂、球形或卵球形，果皮从纸质、革质到木质化的变化，这无疑属于次生的、晚出的性状。不仅如此，*Baptisia* 的叶也表现出二型，3小叶及单叶，单叶甚至抱茎生的多态性。个别种还具一年生习性。除了靠根状茎的营养繁殖外，还可进行有性繁殖。这些形态和习性上的多样化显然是进化活力的标志。很多学者（Turner，1981）推测 *Baptisia* 起源于与 *Thermopsis* 相似的祖先，而且属内基因的交流一直活跃。关于 *Thermopsis* 和 *Baptisia* 的近缘关系，除了形态－地理方面的一致性外，还有其它如化学组成（Dement and Mabry，1975），分子生物学（Kass & Wink，1995）等多方面的证据。

这样看来，*Baptisia* 的成分相当年青，因为阿巴拉契亚高地的沿岸带是从第三纪末从海水下升起来，第四纪中期才变为陆地的（吴鲁夫，1964）。它极可能是由阿巴拉契亚高地的近 *Thermopsis* 类植物分化后向东南沿岸低地迁移、散布而形成的。本属发生后，其形态和习性的多样化很好地适应温暖潮湿的生境。

2.1 ***Pickeringia*** Nutt. ex Torrey & A. Gray

分布区类型属泛北极植物区北方亚区落基山地区（塔赫他间，1986）。

生于北美西部沃勒冈南部至加州的干旱灌木群落植被（Chaparral）。该地属季节性干旱气候即所谓“地中海气候”区，夏季干旱炎热，冬季下雨。其常绿具刺硬革质叶的特征是对这种特定环境的适应。本属与槐族相比，雄蕊10枚，分离，羽扇豆碱缺失；与中亚残存的 *Ammopiptanthus* 相比，花粉无孔膜；与地中海区的 *Anagyris* 相比，荚果念珠状，种子无种阜。这些为原始的性状。

2.2 **沙冬青属** ***Ammopiptanthus*** Cheng. f.

从分布类型看，本属为泛北极植物区古地中海亚区伊朗－土兰地区的中央亚细亚地区孑遗成分（塔赫他间，1986）。按吴征镒（1991）的划法，属中亚东部（13－1型）。

2　分布格局

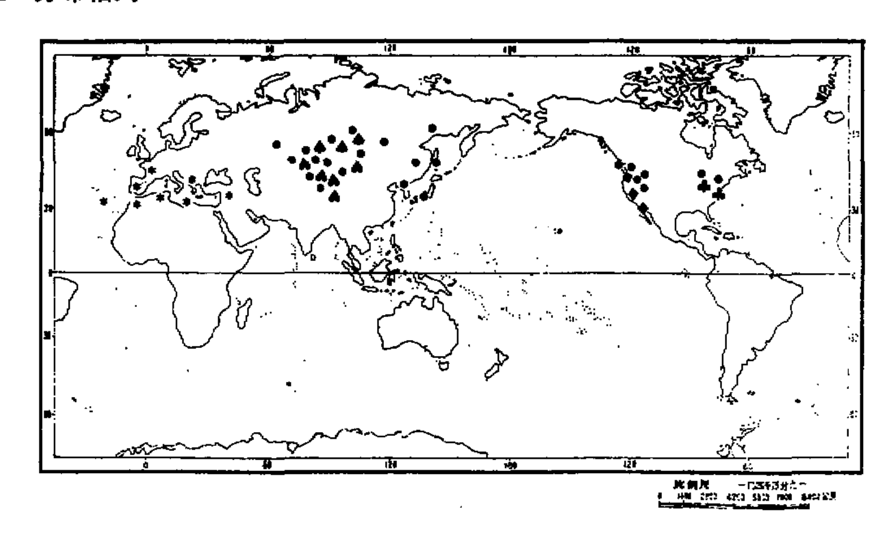


图2　黄华族植物的现代地理分布

Fig.2　The modern distribution of the tribe Thermopsideae

1. ◆ *Pickeringia*;　2. ♠ *Ammopiptanthus*;　3. ♥ *Piptanthus*;　4. * *Anagyris*;　5. ● *Thermopsis*;　6. ♣ *Baptisia*

本属为中亚荒漠东部特有成分，但主要分布我国境内，属中国半特有属（王荷生，1989）。低矮灌木，具一系列超旱生结构，仅2种，即沙冬青 *A. mongolicus* 和小沙冬青 *A. nanus*，*A. mongolicus* 主要分布内蒙西部库布齐沙漠，乌兰布合沙漠，狼山山前，宁夏北部贺兰山前，腾格里沙漠东部，中卫，灵武，甘塘一带，蒙古也有，东西界约为东经98°～108°，南界约为北纬37.5°附近；*A. nanus* 主要分布新疆喀什附近及天山西部，往西北至邻近的中亚部分地区。两者在东西向基本呈水平替代分布，从核型分析看，小沙冬青核型略不对称，显示了新疆－喀什亚地区更严酷生境对物种的影响（张寿洲和曾瑞，1990）。

2.3　*Anagyris* Linn.

分布类型为泛北极植物区古地中海亚区地中海地区（塔赫他间，1986）。

少种属，非洲－地中海区特有。2种，即 *A. latifolia* 和 *A. foetida*。据报道，前者仅分布加那利群岛特纳里夫岛（Tennerife）海拔200～500 m的林地，组成森林旁小片林分（Browicz，1978）。后者分布较广，占据非洲北部、西亚西部、欧洲南部。在欧洲，*A. foetida* 是地中海马基群落（Macchia，地中海夏旱灌木群落）的特征成分，西起葡萄牙南部，东至土耳其欧洲部分，经西班牙、法国、意大利、南斯拉夫、阿尔巴利亚和希腊等。地中海很多岛屿如西西里、马耳他以及爱琴海的一些小岛也有。往南达非洲北部的摩洛哥、阿尔及利亚和利比亚等北部。在亚洲西南部的土耳其、塞浦路斯、叙利亚、黎巴嫩、以色列、约旦、埃及、伊拉克和伊朗也有分布。最高海拔可达1 800 m，位于伊朗西部高山地带，但大都低于这个海拔。

Anagyris 分布东南限在伊朗西南（约N. 34°，E. 46°20′），中间隔着土库曼斯坦、阿富

汗等中亚、西亚荒漠而与喜马拉雅特有种属 *Piptanthus* 呈间断分布。

Anagyris 可能早第三纪就存在，是在本区内发生的地中海植物区系的土生的核心的组成成分。*Anagyris* 和 *Piptanthus* 的关系，并非偶然的例子，吴鲁夫（1964）曾谈到相似的现象，“早生的、具有残遗的破碎分布区的 *Chamaerops humilis* 与东亚和喜马拉雅山脉的 *Trachycarpus* 属中比较湿生的种是很近的”。

2.4 **黄花木属** ***Piptanthus*** Sweet

分布区类型属中国－喜马拉雅（14－1型）。

本属为寡种属，虽历经多次修订（Turner，1981；袁永明和彭泽祥，1992；韦思奇，1998），但有一点肯定的是，本属含两个好种，即黄花木 *P. nepalensis* 和绒毛黄花木 *P. tomentosus*，另一光果黄花木 *P. leiocarpus*，作者认为处理为 *P. nepalensis* 的变种即 *P. nepalensis* var. *leiocarpus* 更符合其形态与地理分布。

本属分布区约处于北纬 23.5°～35°之间，主要占据东喜马拉雅、青藏高原东南、横断山脉和云南高原北部。*P. nepalensis* 分布最广，性状也较原始（Yuan & Peng，1990），向西可达西喜马拉雅的克什米尔、印度西姆拉及巴基斯坦东北部。向东北延伸至秦岭南坡北坡陕西、甘肃一带，南到云南蒙自（近北回归线）。*P. nepalensis* var. *leiocarpus* 和 *P. tomentosus* 分布区重叠且狭窄，并出现了一些次生性状，很可能是喜马拉雅造山运动中就地分化出来的年青类群。

原始的 *P. nepalensis* 分布西限与中亚和西亚地区毗邻，属古特提斯海海退的地方，这一部分缺少分化。它们与中亚的 *Ammopiptanthus* 和地中海区的 *Anagyris* 遥相呼应。显示古地中海间断分布的格局。

2.5 **黄华属** ***Thermopsis*** R. Br.

亚洲－北美间断分布，按吴征镒（1991）的划法，分布区类型为东亚和北美间断（9型）。

本属为 Thermopsideae 族下唯一跨州分布属。亚洲部分西起中亚哈萨克斯坦、乌兹别克斯坦和土库曼斯坦，北可达西西伯利亚、东西伯利亚至萨哈林岛，往南没有 Piptanthus 伸展得远。在北美间断分布大西洋西岸阿巴拉契亚地区和太平洋东岸落基山地区。因此本属的分布格局比较复杂。是亚洲－北美间断分布中很富代表性的例子。

萨仁等（2000）在前人的基础上，将本属细分为5个组，其中，花互生和轮生是划分类群原始与否的最主要性状，其次才是其它相关性状。这样，本属在演化上基本分花互生和花轮生两大类型，分别代表了原始和进化两类。这两类在中亚、东亚和北美都有代表。

本属互生花类依次在中亚、东亚太平洋沿岸、北美大西洋沿岸、北美落基山地区（仅1种，为4倍体的 *T. gracilis*）星散分布。其中，天山、帕米尔－阿赖地区2种，中国－日本亚区2种，北美阿巴拉契亚地区4种1变种，落基山地区1种，都为本地区特有。分布区如此大而不连续，说明即使作为本族比较进化的草本类群，*Thermopsis* 的出现也可能是比较早的，这个时间可能比第三纪欧亚、北美大陆分离早得多。

需提及的是，日本只有这原始类型的两种。大约分布在北海道、本洲、九州、四国（Hara，1966，1975；Ohashi，1975）等。日本以前是和东亚大陆联系着的。日本高地的这个成分，最有可能来自北方。它的来源是和朝鲜半岛、中国东北联系最紧的。这种推测还有

其它科属的分布现象得以佐证（吴鲁夫，1964）。

本属花轮生类群的主体分布在温带亚洲和北美落基山地区的海岸山脉和落基山脉。海拔比互生花类群高得多。在东亚的一支约7种3变种，大体分布在秦岭以西、东喜马拉雅以北、横断山脉西部和青藏高原的中心范围和周边地带，不过纬度比 *Piptanthus* 偏北得多，属高度寒化和旱化地区。第三纪喜马拉雅的隆起和青藏高原的抬升以及对横断山脉的巨大剪切作用，使亚洲腹地生境日趋寒化和旱化（后一点更重要），互生花类群就有可能形体矮化，毛被变密，花序缩短而演化出各种轮生花类型。同时，根状茎更加发达，由直立向横走演化，个体能很好地进行营养繁殖，抵御恶劣的环境，从而表现出典型的多年生草本习性。紫花黄华 *T. barbata* 是适应环境的极端例子。显然，*Thermopsis* 的这种习性，比起本族常绿木本类群，是大大进化了。

轮生花类在北美的一支，含6种3变种，其现代分布区在地史上经历了第四纪落基山脉和海岸山脉的抬升，以及几次大陆冰川的袭击，加州南部地区荒漠化，这些因素的综合作用使分布区气候同样出现不同程度的寒化和旱化，轮生花类群得以产生，并伴有多倍体现象的发生（萨仁等，2000）。

李浩敏等据在西藏南木林发现的中新世晚期黄华属叶化石 *Thermopsis prebarbata*（李浩敏和郭双兴，1976；Guo & Zhou，1992；李星学，1995），认为其与另外的组合如高山栎 *Quercus* 和杜鹃 *Rhododendron* 等代表常绿革叶灌丛，这一地区属第三纪古地中海植物地理区，其常绿全缘的硬质叶属古地中海沿岸当时气候条件下主要的植被生活型之一（塔赫他间，1986；王荷生，1992）。这至少说明中新世 *Thermopsis* 的较进化类群可能已组成青藏高原的优势群落之一。由于物种有一个适应、迁移和散播的过程（张宏达，1998），本属的出现就可能比中新世早得多。Polhill（1981）在对整个豆科的植物地理学进行综合研究后，提出黄华属应起源于欧亚大陆。

2.6 ***Baptisia*** Vent.

分布区类型为泛北极植物区北方亚区的大西洋－北美地区（塔赫他间，1986）。

北美东部特有成分，约35种，生于北美大西洋沿岸低地，海拔较低，约0～500 m，小生境常为松栎林（pine－oak forest）。整个马里兰至佛罗里达分布，西至明尼苏达，南到德克萨斯（Larisey，1940）。阿巴拉契亚以东、以南的这个沿岸带，在第三纪中时的海拔高度要比现在低得多，第三纪末，它升而达到了现代的海拔高度，同时北美东部的现代海岸带也完全露出了水面（吴鲁夫，1964）。植物的定居到了第三纪末和第四纪初才成为可能。无疑，Baptisia 可能由邻近分布区的类似 *Thermopsis* 的祖先而来，其祖先在白垩纪末和第三纪中是生长在阿巴拉契亚区中的，Dement and Mabry（1975）甚至相信在它北面的高地有可能找到它的祖先。显然，本属是晚近分化的活跃的类群。

3 现代分布格局成因探讨

以上对 Thermopsideae 6个属从形态－地理的角度作了一定程度分析。可看出：

（1）Thermopsideae 的6个属中，除 *Anagyris* 外，其它5属现今都分布古北大陆，而且 *Anagyris* 分布区主要在欧洲和西亚，非洲北部只是很小的一部分。这个地中海的孑遗类群，可认为是第四纪冰期时，植物向南退却，冰退之后又向北迁移的结果。无疑，Ther-

mopsideae是一个北温带的族。它的起源也就与古南大陆无直接联系。非洲与欧洲接壤、印度板块撞击欧亚大陆，都是晚于劳亚古陆解体之前的事件（Raven & Axelrod，1974；吴征镒和王荷生，1983；王荷生，1991），而劳亚古陆解体之前，可以看到，至少连族内进化的类群 *Thermopsis* 都已在古北大陆分布很广了。

(2) 如果将 *Thermopsis* 暂放在一边，就会发现本族的其它5个属在地中海区、中亚、东喜马拉雅、阿巴拉契亚和落基山区呈间断分布。只不过 *Thermopsis* 适应性更强，分布区更广，差不多覆盖并联结了它们；单纯在 *Thermopsis* 内，就像上面已提及到的，它的最原始类群在伊朗－吐兰地区、东亚太平洋沿岸、北美大西洋沿岸和落基山四个地区也呈星散分布。

(3) 4个木本类的现代分布区，都处于古地中海沿岸，主要是古北大陆的南面周边地区。即使 *Thermopsis* 的原始的互生花类群也在伊朗－吐兰地区分布，是属古地中海沿岸的范畴。这样，与本族植物起源联系最紧的当属早第三纪古地中海退缩这个历史事件。

(4) 那么，本族最有可能是古地中海起源的，起源地当在古北大陆的南部。中亚的 *Ammopiptanthus* 可能是早第三纪古地中海海退时北上的类群，晚第三纪全球气候变冷时退缩至现今的中亚荒漠、砾石戈壁和沙丘，体态进一步旱化；*Piptanthus* 在东西喜马拉雅都有分布，西部的到了巴基斯坦北部，已与中亚毗邻；*Anagyris* 已经论及。近来，汤彦承(2000) 在谈到中国区系与地中海区系时说，这两个区系的联系主要通过吴征镒在“中国种子植物属的分布区类型”中的12类型（地中海区、西亚至中亚）、第10－1类型（地中海、西亚和东亚间断）和第10－2类型（地中海区－喜马拉雅间断）的属来体现。无疑，本族在欧亚大陆的这三类木本植物 *Ammopiptanthus*，*Anagyris* 和 *Piptanthus* 作为一个相互联系的类群，为这种说法提供了有力的佐证。

Pickeringia（x=7）被认为是 x=8 的木本古槐类演化而来，它是本族更孤立和原始的一支，其分布区所处的落基山地区是属泛古地中海沿岸的，这一支很可能通过中美洲北部一带和地中海区系发生过联系，时间约为早第三纪。后来，北美板块向西漂移，*Pickeringia* 植物退缩到属于“地中海区气候类型”的落基山地区的旱化生境残存下来。叶进一步革质化，枝顶端变成刺，荚果呈念珠状。

李锡文（1995）在论述“樟科木姜子属群的起源与演化”时，曾提到分布于美国加州至墨西哥北部的伞序属 *Umbellularia*（1种）与分布于地中海区及加那利群岛的月桂属 *Laurus*（2种），指出两者分布区可能是由于古地中海退缩，加之干旱化而形成，并多少具有孑遗性质。*Pickeringia* 和本族地中海分子 *Anagyris* 的分布格局几乎与此完全一样。正如吴鲁夫等所说，“在加利福尼亚中部，从海拔660～1500 m的更高的地方，植被由稠密的、有些地方不能通过的、灌木带所形成。这种灌木带称为沙巴群落 Chaparral。在它的组成中有许多常绿种，因此它在生态上与地中海的马基群落很相似。”

(5) 本族含木本和草本两类分子，但显然原始类群为木本类。草本是次生进化的性状。相对于族内4个常绿灌木类，草本冬天死亡的生态习性相当于落叶的性征，其发达的根状茎是地上茎的一种变态，只不过更利于生存繁衍。木本类的4个属，皆为寡种属，分布区不大，属地区特有型。草本类的2个属，种类多，变异大，其中 *Thermopsis* 横跨亚洲、北美，适应多种恶劣生境；其近缘属 *Baptisia* 是晚生的类群，种化活跃，分布区有扩

大的趋势。

(6) *Piptanthus* 是木本类最进化的类群，其分布中心正好处于东喜马拉雅和横断山脉之间，可认为是受喜马拉雅造山运动影响就地特化的类群。它不大可能是东喜马拉雅起源的，喜马拉雅是很年幼的山系。结合与 *Anagyris* 的联系，它的古地中海来源的性质就很明显了。

现在提一下北半球第三纪的地史。从白垩纪末至早第三纪，北美东部和欧亚板块在现在的北大西洋沿岸很大程度相连，而且至始新世，北半球气候非常温暖。从白垩纪末后的这个时期，被子植物大爆发，这有各类化石得到证明。这种显花植物的大规模出现可能与传粉者的协同进化和其它散播因子有关，但不管怎样，它导致了世界性的植被和区系组成的主要变化（Tiffney，1985b）。所谓北热带植物群假说 Boreotropics Hypothesis 即由 Wolfe（1975，转引自汤彦承 2000；Tiffney，1985a，1985b；Lavin，1993）在这种背景下提出。它试图解释欧亚大陆和北美大陆第三纪孑遗植物的相似性，因为在早第三纪整个劳亚古陆的成分在两大板块之间充分交流，它一直持续到早渐新世的气候变冷和大西洋海堑扩大。

这个假说包括亚洲和北美间断分布的类群是如何联系的两条路线（1）通过白令陆桥和北美中部的传播；（2）通过大西洋陆桥和古地中海海道。Tiffney 认为从现在的观点看，北热带植物群是一个混合植物群，他还强调北热带植物群在中纬度带的发生，然后向北方扩散。Xiang（1998）等和很多学者也提到这个一度连续的早第三纪的混合型中生森林群落（Mixed Mesophytic Forest Community）。

这与 Thermopsideae 的分布格局是有很大关系的。本族的几个分子分布很不连续，它无疑也反映了古北大陆解体后的地史、气候变迁，这种变迁在从白垩纪以来的漫长年代里发生过多次，北美大陆如此（Tiffney，1985a，1985b; Lavin，1993），欧亚大陆不会例外。渐新世早期，温带气候变得盛行以及北大西洋间隔扩大，北热带成分通过大西洋陆桥和古地中海通道而交流开始减弱，而且，这些第三纪的孑遗类群开始向现今的各自的避难所退缩。地中海区、中亚、喜马拉雅地区、东亚东部、北美东部、北美西部等即是这类避难所之一。而 Thermopsideae 植物正是星散地分布在这些中纬度地区。

Thermopsis 是本族的一个特殊分子，它在东亚太平洋沿岸与北美大西洋沿岸的原始的类群（植株高大，互生花类）如此相似，反映了（1）北热带植物群繁荣时期，这个草本类群可能分布很广了。尚无证据表明这两地的类群谁更原始，但这两地的地史古老，又气候十分相似，作为相似的避难所保存了本属的孑遗类群倒是更可能的。(2）这个属虽然在本族中分布最广，但它却是分布最北的。例如，在萨哈林岛就有 *T. chinensis*，这容易联想到白令陆桥的联系。但这种联系一般认为是第四纪以后的事件。北美西部的 *Thermopsis* 最有可能是从东部过来的，这一地的地史年青的多。

所以，东亚东部和北美东部尽管分布着 *Thermopsis* 的最原始类群，但这两地最有可能是作为孑遗类群的保留地而非起源地而存在。它们是在北热带植物群时期通过古地中海通道而联系的。一系列的地史、气候变化迫使植物向它的保留地退缩。隔离分化的因素是存在的（周明镇等译，1996）。*Thermopsis* 尽管分布很广，但那仅仅是它的进化类群（植株矮化，花轮生等）。

4 结论

4.1 豆科 Papilionaceae 黄华族 Tribe. Thermopsideae 可能是古地中海起源的，它的起源地在古北大陆的南岸，大约相当于现在的中低纬度地区。

4.2 起源时间可能早于早第三纪，大约处在白垩纪末和始新世之间。当时有一个所谓的"北热带植物群" Boreotropical Flora 发生。

4.3 本族6个属基本上构成一个比较自然的单元。它们是由原始槐族类祖先演化而来的。

4.4 木本类是本族原始的、早出的类群，它们基本上处于孑遗状态；草本类是本族进化的、晚出的类群，它们种类多，分布区有扩大的趋势。

4.5 本族特殊的分子 *Thermopsis* 间断分布于亚洲（包括中亚和东亚）、北美（包括北美东部和北美西部）。东亚太平洋沿岸和北美大西洋沿岸最有可能是它的原始保存地，而不是起源地。它们主要是通过古地中海海道而发生联系的。造成原始类群星散分布的格局不是由一次，而是多次地史和气候变化的结果。

致谢 李锡文教授审阅，并提出许多宝贵意见。李恒教授热心指导，周浙昆教授提供古植物学资料。与税玉民、杨世雄、王峰、刘爱忠等博士进行了有益的交流。北京的萨仁博士惠赠相关资料及博士论文。

〔参 考 文 献〕

中国植被编委会，1980．中国植被〔M〕，19～748

韦思奇，1998．中国植物志（吴征镒主编）．第42卷．第2分册〔M〕，388～411

王荷生，1989．中国种子植物特有属的起源〔J〕．云南植物研究，11（1）：1～16

王荷生，1992．植物区系地理〔M〕．北京：科学出版社

李沛琼，倪志诚，1982．西藏豆科植物区系的形成与分化〔J〕．植物分类学报，20：142～156

李星学主编，1995．中国地质时期植物群（中文版）〔M〕．广州：广东科技出版社，393～394

李浩敏，郭双兴，1976．西藏南木林中新世植物群〔J〕．古生物学报，15（1）：7～20

李锡文，1995．樟科木姜子属群的起源与演化〔J〕．云南植物研究，17（4）：251～254

汤彦承，2000．中国植物区系与其它地区区系的联系及其在世界区系中的地位和作用〔J〕．云南植物研究，22（1）：1～26

刘家琼，丘明新，1982．我国荒漠特有的常绿植物——沙冬青的生态生理及解剖学特征〔J〕．植物学报，24（6）：568～574

张宏达，1998．全球植物区系的间断分布问题〔J〕．中山大学学报（自然科学版），37（6）：73～78

张寿洲，曹瑞，1990．沙冬青染色体数目及核型研究〔J〕．植物分类学报，28（2）：133～135

吴征镒，1979．论中国植物区系的分区问题〔J〕．云南植物研究，1（1）：1～22

吴征镒，1991．中国种子植物属的分布区类型〔J〕．云南植物研究，增刊Ⅳ：1～139

吴征镒，王荷生，1983．中国自然地理（植物地理）（上册）〔M〕．北京：科学出版社

吴征镒，李锡文，1982．论唇形科的系统与进化〔J〕．云南植物研究，4（2）：97～118

吴鲁夫，1943．仲崇信等译，1964．历史植物地理学引论〔M〕．北京：科学出版社

周明镇，张弥曼，陈宜瑜等译，1996．隔离分化生物地理学译文集〔M〕．北京：中国大百科全书出版社

袁永明，陈家瑞，1993．豆科黄华族植物系统演化的解剖学证据〔J〕．兰州大学学报（自然科学版），29（1）：97～104

袁永明，彭泽祥，陈家瑞，1991．豆科黄华族植物的叶解剖特征及其系统学与生态学意义〔J〕．植物学报，33（11）：840～847

袁永明，彭泽祥，1990．中国豆科黄华族植物花粉形态及其系统学意义〔J〕．兰州大学学报（自然科学版），27（3）：84～95

萨仁，陈家瑞，李沛琼，2000．豆科黄华属的植物地理研究〔J〕．植物分类学报，38（2）：148～166

路安民主编，1999．种子植物科属地理〔M〕．北京：科学出版社

彭泽祥，袁永明，1992．中国豆科黄华族植物系统订正〔J〕．西北植物学报，12（2）：158～166

塔赫他间，1986．黄观程译，1988．世界植物区系区划〔M〕．北京：科学出版社

潘泊荣，黄少甫，1993．沙冬青属的细胞学研究〔J〕．植物学报，35（4）：314～317

Axelrod D I，1992．Climatic pulses，a major factor in legume evolution．In：Herendeen P S，Dilcher D L（Ed.），Advances in Legume Systematics〔M〕．Kew：Royal Botanical Garden，4：259～279

Browicz K，1978．Geographic distribution of some shrubs from the family Leguminosae in southwestern Asia〔J〕．*Arboretum Kornickie Rocznik* XXIII：5～30

Chen C J，Mendenhall M G，Turner B L，1994．Taxonomy of Thermopsis（Fabaceae）in North America〔J〕．*Ann Missouri Bot Gard*，81：714～742

Chen C J，Zhu X Y，Yuan Y M，1992．Cytological studies on the tribe Thermopsideae（Fabaceae）I．Report on karyotypes of eleven species of four genera〔J〕．*Cathaya*，4：103～116

Crepet W L，Herendeen P S，1992．Papilionoid flowers from the early Eocene of southeastern North America，in Herendeen & Dilcher（ed.），Advances in legume systematics：4．The Fossil Record〔M〕．Kew：Royal Botanic Garden，43～55

Czefranova Z，1970．Series novae generis *Thermopsis* R．Br．〔J〕．*Nov Syst Pl Vasc*，7：213～216

Dement W A，Mabry T J，1975．Biological mplications of flavonoid chemistry in *Baptisia* and *Thermopsis*〔J〕．*Biochemical Systematics and Ecology*，3：91～94

Guo S X，Zhou Z K，1992．The Megafossil legumes from China in Herendeen P S，Dilcher D L（ed），Advances in legume systematics：4．The Fossil Record〔M〕．Kew：Royal Botanic Gardens，207～223

Hara H，1966．The Flora of E．Himalaya．First report〔M〕．Tokyo：Univ．of Tokyo Press．161．

Hara H，1975．The Flora of E．Himalaya．Second Report〔M〕．Univ．of Tokyo Press，61～68，259～320

Hutchinson J，1964．The genera of flowering plants〔M〕．Oxford：Oxford University Press，1：297～489

Kass E，Wink M，1995．Molecular phylogeny of the Papilionoideae（Family Leguminosae）：rbcL gene sequences versus chemical taxonomy〔J〕．*Bot Acta*，108：149～162

Larisey M M，1940a．A monograph of the genus Baptisia〔J〕．*Ann Mo Bot Gard*，27：119～244

Larisey M M，1940b．A revision of the North American species of the genus Thermopsis〔J〕．*Ann Mo Bot Gard*，27：245～258

Lavin M，L．1993．Origins and relationships of tropical north America in the context of the Boreotropical hypothesis〔J〕．*Amer Journ Bot*，80：1～14

Ohashi，1975．The Flora of E．Himalaya．Third Report〔M〕．Tokyo：Univ of Tokyo Press，54～72，363～392

Polhill R M，1981．Papilionoideae，in Polhill R M，Raven P H（eds），Advances in Legume systematics〔M〕．Kew：Royal Botanic Gardens，1：198～204

Raven P H，1981．Biogeography of the Leguminosae，in Polhill R M，Raven P H（eds），Advances in Legume Systematics〔M〕．Kew：Royal Botanic Gardens，1：27～34

Raven P H，Axelrod，Daniel J，1974．Angiosperm biogeography and past continental movements〔J〕．*Ann Mo Bot Gard*，61：539～673

Tiffney B F，1985a．Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America〔J〕．*Journal of the Arnold Arboretum*，66：73～94

Tiffney B F，1985b．The Eocene North Atlantic land bridge：Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere〔J〕．*Journal of the Arnold Arboretum*，66：243～273

Turner B L，1980．Revision of the genus *Piptanthus*（Fabaceae：Thermopsideae）〔J〕．*Brittonia*，32：281～285

Turner B L，1981．Thermopsideae，in Polhill R M，Raven P H（eds）．Advances in Legume Systematics〔M〕．Kew：Royal Botanic Gardens，1：403～407

Wu Z Y，Wu S G，1996．A Proposal for A New Floristic Kingdom（Realm）———The E．Asiatic Kingdom，Its Delineation and Char-

acteristics [M]. Beijing: CHEP – Springer. 3 ~ 42

Xiang Q Y, Soltis D E, Soltis P S, 1998. The Eastern Asia and Eastern and Western North American floristic disjunction: Congruent phylogenetic patterns in seven diverse genera [J]. *Mol Phylogen Evol*, **10**: 178 ~ 190

Yakovlev G P, 1972. Contributions to the system of the order Fabales [J]. *Bot Zhurn*, **57**: 585 ~ 595

Yuan Y M, Peng Z X, 1990. An evaluation on morphology and systematics of Thermopsideae (Leguminosae) from China [J]. *Chinese J Bot*, **2** (2): 141 ~ 149